вах клеток надкостницы у земноводных. Такие сведения получены методом авторадиографии с меченым предшественником ДНК — ^{3}Н-тимидином для млекопитающих (Owen, 1963; Топпа, 1965; Мажуга, Хрисанфова, 1985; Родионова, 1989). В этих работах отмечается низкая пролиферативная активность клеток поверхностного слоя надкостницы у крысы.

Полученные нами данные согласуются с предположением других авторов (Левикова, 1950; Prichard, 1952; Burger et al. 1986), допускающих возможное участие клеток поверхностного слоя надкостницы в пополнении его остеогенных клеток и в какой-то мере дополняют имеющиеся в специальной литературе данные о свойствах пролиферации клеток надкостницы у других позвоночных.

Дабагян Н. В., Слепцова Л. А. Таблица нормального развития травяной лягушки Rana temporaria // Объекты биологии развития.— М.: Наука, 1975.— С. 442—463.
Домашевская Е. И. Особенности строения надкостницы у некоторых позвоночных // Вестн. зоологии.— 1984.— № 4.— С. 21—34.
Домашевская Е. И. Особенности строения надкостницы у безхвостых амфибий // Там же.— 1982.— № 2.— С. 42—46.
Житников А. Я. Морфология хондрогенеза и кинетика репродукции хондроцитов при развитии хрящевого скелета // Докл. АН УССР. Сер. Б.— 1980.— № 7.— С. 69—74.
Кащенко Н. Ф. Что такое мезенхима? // Изв. Томск. ун-та.— 1896.— № 10.— С. 1—24.
Левикова В. П. Наблюдения над экспериментальным остеогенезом у кролика // Докл. АН СССР.— 1950.— **71**, № 1.— С. 149—152.
Мажура П. М., Хрисанфова Е. Н. Очерки эволюции человека.— Киев: Наук. думка, 1985.— 136 с.
Родионова Н. В. Функциональная морфология клеток в остеогенезе.— Киев: Наук. думка, 1989.— 185 с.
Румянцев А. В. Опыт исследования эволюции хрящевой и костной тканей.— М.: Медицина, 1958.— 439 с.
Burger B. H., Boonekamp P. M., Niyweide P. J. Osteoblast and osteoclast precursors in primary cultures of calverial bone cells // J. Anat. Rec.— 1986.— **214**, N 1.— P. 32—40.
Owen M. Cell population kinetics of an osteogenic tissue // J. Cell Biol.— 1963.— **19**, N 1.— P. 19—32.
Prichard J. A Cytological and histochemical study of bone and cartilage formation in the rat // J. Anat.— 1952.— **86**.— P. 220—237.
Топпа Е. А. The cellular complement of the skeletal system studied thymidine (^{3}H TDR) during growth and aging // J. Biophys. Biochem. Cytol.— 1961.— **9**.— P. 813—824.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена АН УССР (Киев) Получено 12.07.89

УДК 591.471.4:591.2:[599.73+599.74]

П. Н. Кораблев, Р. И. Лихотоп

ОБ АСИММЕТРИИ ЧЕРЕПА МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Число работ, в которых рассматривается феномен асимметрии черепа, невелико, почти все они посвящены анализу флуктуирующей асимметрии (Захаров и др., 1984; Александров и др., 1985; Захаров, 1987 и др.). Некоторые авторы приводят примеры общей асимметрии черепа, возникшей в естественных условиях (Dolgov, Rossolimo, 1964; Buchalczuk et al., 1981) или полученной экспериментальным путем при удалении мышц (Washburn, 1947 из Dolgov, Rossolimo, 1964; Никитюк, 1983). Врожденному искривлению черепа влево или вправо посвящено несколько строк в описании аномалий черепа диких животных у Х. С. Горегляда (1971). Это явление известно также и для человека (Сперанский, Зайченко, 1980). А. Г. Козинцев (1988) при работе с большой серией черепов человека (около 4 тыс. черепов, относящихся к 65 этническим группам) в 10,6 % случаев выявил следы правосторонней или левосторонней затылочной деформации, причем в некоторых выборках она составляла 50 %.

Настоящая статья посвящена описанию случаев асимметрии черепов некоторых видов млекопитающих. Одной из задач, стоявшей перед авторами, была систематизация проявлений асимметрии по их причинной обусловленности и феноменологии. Материалом для работы послужили краниологические сборы Центрально-Лесного биосферного заповедника, коллекция зоологических музеев Института зоологии АН УССР и Киевского университета, отдела эволюционной морфологии позвоночных Института зоологии АН УССР, а также коллекции черепов европейской лесной кошки Естественнонаучного музея Болгарской академии наук (София). Тщательному осмотру подвергнуто 438 черепов млекопитающих, в том числе: лось — 160, кабан — 136, дзерен — 3, волк — 97, европейская лесная кошка — 42. Обследованный материал по белому медведю, калану и лесному хорьку количественному анализу не подвергался, так как в этих случаях нами использовались единичные черепа.

Общая асимметрия черепа — явление нередкое у диких животных. На черепах лося она обнаружена в восьми случаях (5,0 %). Патоморфологические изменения на всех черепах проявлялись одинаково, отличаясь лишь степенью и направлением искривления костей. Как видно из таблицы, деформация затрагивает в основном лицевой отдел. Лишь на одном черепе (№ 51) она сильнее проявлялась в мозговом отделе, что особенно хорошо заметно на вентральной поверхности черепа. В асимметрию вовлекаются и носовые кости, но они не деформируются, а смещаются относительно друг друга. На черепе № 1См каудальный край правой носовой кости смещен вперед относительно левой кости более чем на 10 мм (рис. 1). В некоторых случаях деформация костей проявлялась не только в сагиттальной плоскости, но и во фронтальной (№ 1См; 23). При этом кости искривлены и как бы закручены, что вызывает наклон носовой перегородки в сторону деформации. В шести случаях из восьми на черепах не обнаружено следов травм и патологий костей, которые могли бы стать причиной их асимметрии. Два черепа представляют особую группу и заслуживают более подробного описания.

На черепе № 23 участок левой верхнечелюстной кости размером 35×30 мм, расположенный выше M^3 примерно на 20 мм, оказался сильно деформированным, с аномальными складками и щелевидными отверстиями. Это могло быть следствием воспалительного процесса в тканях,

Описание асимметрии черепов лося

Инв. № черепа	Пол	Возраст, лет	Деформированные кости и отделы	Направление и степень деформации
1См	♂	5,5	Нижнечелюстные, межчелюстные, верхнечелюстные, сошник	Правосторонняя, сильная
4См	♀	8,5—9,5	Межчелюстные, верхнечелюстные	Правосторонняя, слабо выраженная
23	♂	более 10,5	Нижнечелюстные, межчелюстные, верхнечелюстные, сошник, носовая перегородка	Правосторонняя, сильная
26	♂	4,5	Нижнечелюстные, межчелюстные, верхнечелюстные	Правосторонняя, слабо выраженная
36	♀	5,5	Нижнечелюстные, межчелюстные, верхнечелюстные, сошник, носовая перегородка	Правосторонняя, хорошо выраженная
48	♂	6,5—7,5	Нижнечелюстные, межчелюстные, верхнечелюстные, сошник	Правосторонняя слабо выраженная
51	♀	3,5	Нижнечелюстные, мозговой отдел	Левосторонняя, хорошо выраженная
65	♂	10,5	Нижнечелюстные, межчелюстные, верхнечелюстные, сошник, носовая перегородка	Правосторонняя, слабо выраженная

прилегающих к данному участку кости, или, что наиболее вероятно, наличия большого травматического отверстия в теле верхней челюсти. Кроме того, альвеолярный край левой верхнечелюстной кости подвергся дегенеративно-дистрофическому процессу, приведшему почти к полному исчезновению альвеол P^1 и P^2. Известно, что сильная дегенерация альвеол, сопровождающаяся обнажением корней зубов, их расшатыванием и даже выпадением, вызывает у сельскохозяйственных животных болезненные ощущения при пережевывании и отказ от корма (Лукьяновский и др., 1984). Естественно предположить, что в данной ситуации животное предпочитает пережевывать корм на одной «здоровой» стороне челюсти, создавая тем самым предпосылки для возникновения асимметрии. Данное предположение находит подтверждение при анализе истертости зубов на нижней челюсти. P_3 и M_1 правой челюсти истерты заметно сильнее, чем одноименные зубы левой челюсти. Гиперфункция премоляров и моляров на одной стороне имела отрицательные последствия для животного. Препарируя череп, мы обратили внимание на плотный пучок веток, застрявший между P_3 и M_1. Осмотр вываренной и очищенной челюсти позволил сделать следующие выводы. Механическое повреждение десен вызвало альвеолярный периодонтит, перешедший затем в одонтогенный остеомиелит. Воспалительный процесс между P_3 и M_1 привел к частичной дегенерации костной ткани, обнажению корней зубов и значительному утолщению челюсти ниже указанных зубов. Костная ткань в месте поражения была пористой и бугристой.

Сходная картина оказалась на черепе № 65. Пародонтоз левой верхней челюсти привел к еще более сильной дегенерации альвеол P^1, P^2, P^3 и M^1, чем на черепе № 23. После вываривания черепа и удаления мягких тканей P^1 и P^2 оказались практически «висящими в воздухе». P_2, P_3 и M_1 правой нижней челюсти оказались истертыми сильнее, чем аналогичные зубы левой челюсти. Любопытно отметить, что гиперфункция зубов правой стороны привела к тем же последствиям, что и на черепе № 23. Но в данном случае воспалительный процесс локализовался между P_2 и P_3 и не успел привести к таким тяжелым последствиям. Представляется закономерным, что оба животных оказались сильно истощенными.

На черепах дзерена (рис. 2) общая асимметрия черепа обнаружена в двух случаях из трех. Патологические изменения на обоих черепах проявлялись одинаково. Незначительные различия сводились к степени деформации и числу костей, вовлеченных в нее.

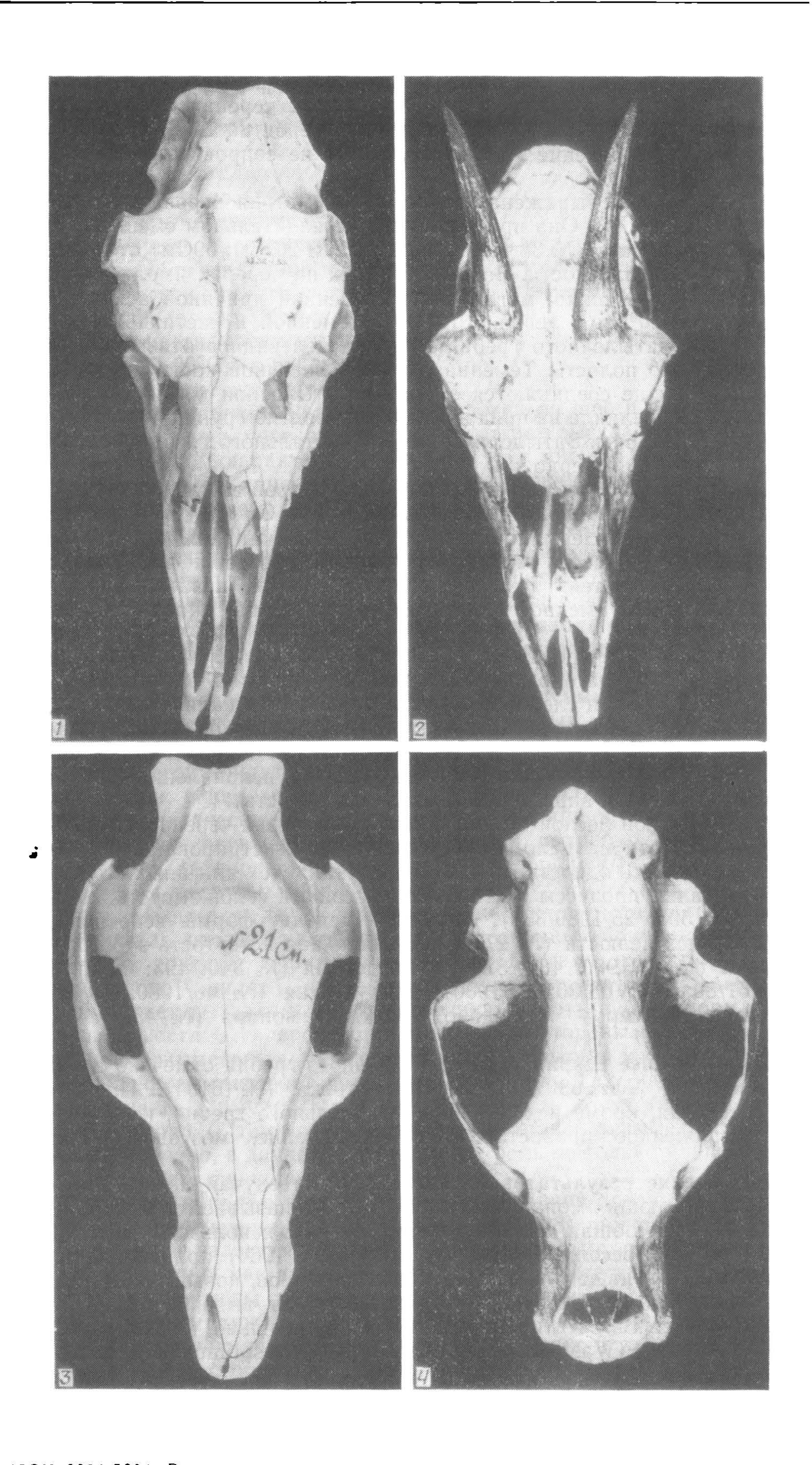
У кабана асимметрия черепа проявлялась аналогичным образом (рис. 3). Она обнаружена на 15 черепах (№ 7См; 10См; 15См; 17См; 21См; 29См; 30См; 33См; 41См; 41См; 51См; 53См; 4К) из 136 осмотренных (11 %), причем 14 случаев пришлось на Смоленскую обл. (n=56) и один — на Калужскую (n=36). Сильная деформация костей отмечена в пяти случаях (№ 17См; 21См; 29См; 30См; 51См), хорошо выраженная — в трех (№ 10См; 35См; 41См), слабо выраженная — в семи. На девяти черепах асимметрия была правосторонней. Как и на черепах лосей, у кабана асимметрия затрагивала носовые, межчелюстные, верхнечелюстные кости и сошник. Ни на одном черепе не отмечена деформация нижней челюсти. Один череп оказался асимметричен в лицевом и

Рис. 1. Череп лося с правосторонней деформацией лицевого отдела (вид сверху).

Рис. 2. Череп дзерена с левосторонней деформацией лицевого отдела (вид сверху).

Рис. 3. Череп кабана с правосторонней деформацией лицевого отдела (вид сверху).

Рис. 4. Череп белого медведя с правосторонней деформацией мозгового отдела и правосторонним искривлением сагиттального гребня (вид сверху).


1
2
№21 Сн.
3
4

мозговом отделах. Отличительной особенностью деформации костей черепа кабана является то, что она нередко вызывает укорочение лицевых костей (№ 17См; 21См; 33См; 35См). В норме у кабана резцы верхней и нижней челюстей сходятся в одной точке. На черепах с укороченным лицевым отделом нижние резцы выдаются вперед на 10—15 мм. На черепе № 44См укорочение лицевых костей не сопровождалось асимметрией.

У волка слабо выраженная общая асимметрия черепа отмечена в трех случаях (3,1 %). Она проявлялась в незначительном смещении мозгового отдела вправо (№ 38дСм) или влево (№ 20бСм; 69См) относительно сагиттальной плоскости. Во всех случаях на черепах имелись аномалии, которые, возможно, могли стать косвенной причиной асимметрии. На черепе № 20бСм с левой стороны в теменной и частично височной костях вдоль затылочного гребня имеется щелевидное отверстие, ведущее в мозговую полость. Теменная и часть височной кости вдоль затылочного гребня не соединяются с чешуей затылочной кости. Возможно, эта аномалия повлияла на прикрепление и развитие группы жевательных мышц левой стороны. Затылочная часть сагиттального гребня наклонена влево под углом примерно 40°.

На черепе № 38дСм на небном отростке правой верхнечелюстной кости имеется дополнительный шов длиной 45 мм. Он идет от шва, соединяющего правый и левый небные отростки по направлению к клыку, и соединяется со швом между небными отростками верхнечелюстной и резцовой костей. Трудно сказать, мог ли он повлиять на функцию жевания, но именно правая сторона черепа оказалась «угнетенной».

И, наконец, на черепе № 69См отсутствует левый M^2. Есть основания считать, что олигодонтия в данном случае была врожденной, поскольку альвеола или следы ее зарастания отсутствовали. Интересно отметить, что M_3 левой стороны значительно крупнее нормально развитого правого M_3.

На многих черепах волка (36,1 %) отмечены искривления сагиттального гребня (наклон вправо или влево, извилистость).

У европейской лесной кошки общая асимметрия черепа практически не отмечена, хотя на целом ряде черепов зарегистрированы признаки, способные вызвать одностороннюю деформацию тех или иных его структур: эрозионные процессы суставной поверхности головки суставного отростка (№ 506; 25/1980/338), сильное изменение формы венечного отростка нижней челюсти (№ 277/70/80), большая истертость зубов одной из сторон (№ 53/1980; 484; 322), полиодонтия (№ 340; 493; 62/80; 285; 39/80; 57/80; 347; 63/80; 43/1980), олигодонтия (№ 46/1980; 53/1980), уменьшение размеров последнего верхнего моляра (№ 45/80; 50/80; 39/80) и др.

Левостороннее искривление сагиттального гребня отмечено нами на черепе калана (№ 6301) и лесного хорька (№ 6184). На черепе белого медведя, кроме искривления сагиттального гребня, имело место четко выраженное правостороннее искривление мозговой капсулы (рис. 4).

Обсуждение результатов. Описанные нами случаи асимметрии черепа млекопитающих можно отнести к типу так называемой общей асимметрии. Термин «общая асимметрия черепа» был использован В. А. Долговым и О. Л. Россолимо (Dolgov, Rossolimo, 1964) при описании черепа волка, утратившего клык. По мнению авторов, повышенная нагрузка на жевательную мускулатуру правой стороны вызвала асимметрию лобных, теменных и затылочных костей. Действительно, в экспериментах на белых крысах (Washburn, 1947 из Dolgov, Rossolimo, 1964) и собаке (Никитюк, 1983) одностороннее удаление височной мышцы вызвало асимметрию черепа. Таким образом, полная или даже частичная утрата функций мышц одной стороны отражается на форме черепа, вызывая

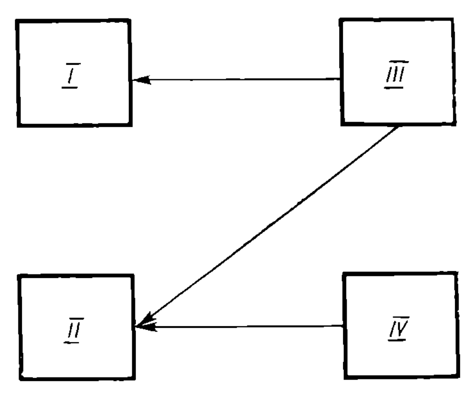


Рис. 5. Причинно-следственная связь двух типов асимметрии: *I* — флуктуирующая асимметрия; *II* — общая асимметрия; *III* — нарушение стабильности отногенеза (врожденная асимметрия); *IV* — травмы, патология (приобретенная асимметрия).

асимметрию. Иллюстрацией этого могут служить черепа лося № 23 и 65, на которых преимущественное истирание зубов на одной стороне свидетельствует о гипофункции мышц противоположной стороны. По всей вероятности, асимметрию черепа волка № 20[б]См и 69См можно объяснить этими же причинами.

Отсутствие каких-либо травм и патологий на шести асимметричных черепах лося и двух черепах дзерена позволяет высказать предположение о врожденном характере асимметрии. По мнению Х. С. Горегляда (1971), искривление лицевых костей черепа возникает во время эмбрионального роста плода и формирования костей его головы и может быть вызвано ненормальным положением плода в матке.

Следует сказать, что врожденный характер общей асимметрии не связан с ее строгой генетической обусловленностью. Природу этой асимметрии можно сформулировать как опосредованно генетическую, поскольку причиной ненормального положения плода или неправильного сдавливания эмбриона органами может быть генетическая предрасположенность материнского организма к патологии.

Другим широко распространенным типом асимметрии черепа является флуктуирующая асимметрия билатеральных структур — незначительные, ненаправленные отклонения отдельных морфологических структур от строгой билатеральной симметрии. Подобную асимметрию меристических и неметрических (альтернативных) признаков мы обнаруживали практически на каждом черепе. Причинная обусловленность и феноменология флуктуирующей асимметрии подробно рассмотрены в работах В. М. Захарова (1978, 1982 и др.) и обобщены им в монографии «Асимметрия животных» (1987).

Анализ этих двух типов асимметрии на нашем материале позволяет сделать вывод, что они находятся в неоднозначных причинно-следственных связях (рис. 5). Односторонняя олигодонтия (отсутствие зуба на одной стороне челюсти), являющаяся примером флуктуирующей асимметрии, может вызвать преимущественную работу зубов «нормальной» стороны челюсти, а гиперфункция мышц этой стороны черепа вызывает его общую асимметрию. Однако отсутствие далеко не каждого зуба (даже врожденное) вызывает подобную аномалию. Так, например, на черепах волка № 1[а]; 4См; 18[е]; 2См; 57См; 65См отсутствует M_3 правой или левой стороны, тем не менее, признаков общей асимметрии не обнаружено. Вероятно, в данном случае играет роль не только давность утраты зуба, но и его функциональная значимость.

Обсуждая вопрос о незначительности различий признаков при флуктуирующей асимметрии, В. М. Захаров (1987 : 28) пишет: «Если случайное нарушение развития приводит к существенным различиям между сторонами, то они, как правило, элиминируются естественным отбором и могут быть встречены лишь как редкие аномалии». Односторонняя олигодонтия может служить примером того, как флуктуирующая асимметрия функционально значимых признаков вызывает дальнейшее развитие различий между сторонами. Можно предположить, что этот процесс вызывает и более существенную общую асимметрию, чем в примерах, приведенных нами, но именно они и служат материалом для элиминации.

С другой стороны, общая асимметрия черепа, возникшая в результате нарушений эмбрионального развития, вызывает асимметрию отдельных признаков, которая по своему проявлению может быть отнесена к флуктуирующей. На черепах лося и европейской лесной кошки она ярко проявлялась в размерных признаках (например, в длине носовых костей) или расположении парных костей относительно друг друга.

Как частный случай общей асимметрии черепов волка, белого медведя, калана и лесного хоря можно рассматривать искривление сагиттального гребня. На первый взгляд, по двум критериям (незначительность и ненаправленность) его можно отнести к флуктуирующей асимметрии. Тем не менее, по причинной обусловленности и возможным последствиям этот дефект ближе к другому типу асимметрии. Естественно предположить, что искривление сагиттального гребня может быть вызвано неодинаковой нагрузкой на жевательные мышцы правой и левой сторон, прикрепленных к соответствующим участкам сагиттального гребня. Среди возможных причин неравномерной нагрузки можно назвать несимметричность смены молочных зубов и травмы. На черепе волка № 25 у основания левого заглазничного отростка костная ткань сильно истончена и вдавлена. На ней имеются радиально расходящиеся трещины, свидетельствующие о наличие травматического и, вероятно, долго не заживающего отверстия в черепе. Асимметрия черепа проявилась в преимущественном развитии правой полукруглой линии (гребня на задней поверхности заглазничного отростка) и извилистости сагиттального гребня.

Описанные случаи общей асиметрии черепа млекопитающих, конечно, не исчерпывают всего многообразия причин ее появления. Это явление заслуживает дальнейшего изучения, поскольку наряду с традиционными методами морфо-физиологических индикаторов проявления общей асимметрии черепа могут быть использованы для анализа физиологического состояния популяций животных.

Александров Д. Д., Захаров В. М., Шефтель Б. И. Изменение величины фенотипического разнообразия в течение цикла динамики численности в популяции обыкновенной бурозубки // Фенетика популяций. Материалы III Всесоюз. совещ.— М., 1985.— С. 201—202.

Горегляд Х. С. Болезни диких животных.— Минск : Наука и техника, 1971.— 302 с.

Захаров В. М. Основные методы популяционных исследований билатеральных структур животных // Физиологическая и популяционная экология животных: Межвуз. науч. сб.— Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 1978.— Вып. 5(7).— С. 54—60.

Захаров В. М. Феногенетический аспект исследования природных популяций // Фенетика популяций.— М.: Наука, 1982.— С. 45—55.

Захаров В. М., Шефтель Б. И., Александров Д. Ю. Нарушение стабильности развития на фазе пика численности в популяции млекопитающих // Докл. АН СССР.— 1984.— 275, № 3.— С. 761—764.

Захаров В. М. Асимметрия животных.— М.: Наука, 1987.— 216 с.

Козинцев А. Г. Этническая краниоскопия.— Л.: Наука, 1988.— 167 с.

Лукьяновский В. А., Белов А. Д., Беляков И. М. Болезни костной системы животных.— М.: Колос, 1984.— 254 с.

Никитюк Б. А. Влияние физических нагрузок на состояние опорно-двигательного аппарата // Морфология человека.— М.: Изд-во Моск. ун-та, 1983.— С. 160—165.

Сперанский В. С., Зайченко А. И. Форма и конструкция черепа.— М.: Медицина, 1980.— 280 с.

Dolgov V. A., Rossolimo O. L. Dental abnormalities in Canis lupus // Acta theriol.— 1964.— 8, N 16.— P. 237—244.

Buchalczyk T., Dynowski J., Szteyn S. Variation in number of teeth and asymmetry of the skull in the wolf // Ibid.— 1981.— 26, N 2.— P. 23—30.

Центрально-Лесной биосферный заповедник
(Тверская обл.)
Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
АН УССР (Киев)

Получено 30.10.89